

Никола Ковачевић и Љубиша Ракић

**СЛОЖЕНИ УСЛОВНИ РЕФЛЕКСИ У РИБА У КОНТЕКСТУ
ЦИРКАДИЈАЛНОГ РИТМА И ЕВОЛУЦИОНОГ РАЗВИЋА
УСЛОВЉЕНО РЕФЛЕКСНЕ ДЈЕЛАТНОСТИ**

COMPLEX CONDITIONED REFLEXES IN FISH IN VIEW OF THE
CIRCADIAN RHYTHM AND EVOLUTIONAL DEVELOPMENT OF THE
CONDITIONED-REFLEX ACTIVITIES

Извод

Циркадијални ритмови имају значјану улогу у стицању знања (учењу или условљавању) а тестирани су како преко простијих тако и преко сложенијих форми условљено рефлексне активности. Процес условљавања је олакшан, али није апсолутно условљен, постојањем регуларних циркадијалних варијација, што указује да циркадијални ритам и у случају наших експеримената задржава извјесне ендogene компоненте, тј. он се синхронизује, али не и покреће спољним циклусима. Значи процес више нервне дјелатности је синхронизован, али не и потпуно зависан од спољњег синхронизатора.

Synopsis

The circadian rhythms have an important role in the acquisition (learning or conditioning) which are tested through the simple as well as through complex forms of the conditionalreflective activity. The process of conditioning is facilitated but not absolutely conditioned by the existance of regular circadian rhythm and in the case of our experiments retains certain endogenous components, that it is synchronized but not set in motion by egzogenous cycles. It means, the processes of higher nervous activity are sinchronized but not entirely dependent on external sinchroniser.

УВОД

Компаративне студије у изучавању функционисања централног нервног система, посебно процеса више нервне дјелатности, представљају предмет од изузетног интереса и старијих

и савремених истраживача у психофизиологији и експерименталној психологији. Најстарији радови из ове области везани су за експерименте Thorndikea (1911 — цитат по Bittermanu, 1968) који је сматрао да се животиње рађају са извјесним изграђеним везама између сензорног и моторног система, да им је интелигенција представљена способностима да модификују ове везе у контексту са захтјевима спољњег свијета који их окружује. На основу упоредних експеримената на рибама, птицама, мачкама, псима и мајмунима он је закључио да се многе животиње разликују по томе „шта уче“ или по „степену“ њихових способности учења, док су принципи који управљају њиховим учењем исти. Ово гледиште је примљено са скептицизмом, али је ускоро било широко прихваћено и одржало се чак и до данашњих дана. Павлов (1927) је такође заступао сличну концепцију. По Воронину (1962), који представља репрезентативне ставове совјетске физиолошке школе, условљавање представља универзални механизам интелигенције, које подлеже само квантитативном расту или усложњавању у току еволуције. Bitterman (1966) је вршио компаративне студије и упоређивао учење код пацова и риба. Циљ његовог истраживања није био да упоређује животиње тестирањем размјера учења (зато што разлике у размјеру не имплицирају обавезно различите механизме учења) већ због означавања функционалних односа — да се види да ли се њихово понашање мења на исти начин под утицајем истих променљивих величина. Пошто резултати у простим експериментима нијесу показали упадљиве разлике у учењу риба и пацова, Bitterman је приступио експериментима са сложеним процедурама и показао да најпростији процес учења може да буде исти у ове двије врсте животиња, али да у компликованијим ситуацијама и задацима пацови могу да покажу напредак у способностима и облицима прилагођавања који се не могу наћи у риба.

Сличност функција логично је очекивати у сродних група животиња, чија је структурална организација мозга блиска. Усвајајући становиште да условно-рефлексна дјелатност представља доминантну функцију мозга, изгледа парадоксално да животиње са различитом структуралном организацијом мозга, на примјер, рибе и птице, не показују суштинске разлике у условно-рефлексној дјелатности.

Наши ранији резултати (Ковачевић и Ракић 1971, Ковачевић 1975) указали су на други посебан универзални модел прилагођавања живих организама условима средине — однос циркадијалног ритма и условљено рефлексне дјелатности, такође заједнички различитим организмима на различитом ступњу еволуционог развитка.

Полазећи од наведених чињеница сматрали смо за умјесно да у овом раду тестирамо способности риба за изградњу сложених условних рефлексии и одредимо њихов однос и зависност од циркадијалног ритма.*

МАТЕРИЈАЛ И МЕТОДЕ

За експерименте смо се користили одраслим рибама *Serranus scriba* и *Serranus cabrilla* уловљеним у Бокопоторском заливу и приобалном подручју Јужног Јадрана повлачком мрежом у инфралиторалној зони на карактеристичном биотопу *Serranidea* везаних за биоценозу *Posidonia oceanica* и *Cystoseira adriatica*, на дубини од 2 — 15 m. *Serranus scriba* је врста плиће литоралне зоне до 12 m дубине, а *Serranus cabrilla* сличан му је по хабитусу али се разликује по етологији, јер је више везан за граничну биоценозу муљевитог дна дубљег литорала дјелимично залазећи у зону инфралиторала. Етолошка карактеристика *Serranus* је да као изразити ловац своју активност регулише према интензитету свјетла, тј. када је мања могућност да се изложи опасности а већа да дође до хране. Током повећаног интензитета свјетлости *Serranus* се налази прикривен и ближе коријену *Posidonia* и *Cystoseira* а током смањеног интензитета свјетлости у раним јутарњим часовима и касним вечерњим, исплива у потрагу за храном. Овим етолошким карактеристикама користили смо се приликом програмирања експеримената условљавања у експерименталним процедурама и при конституисању акваријума за условљавање.

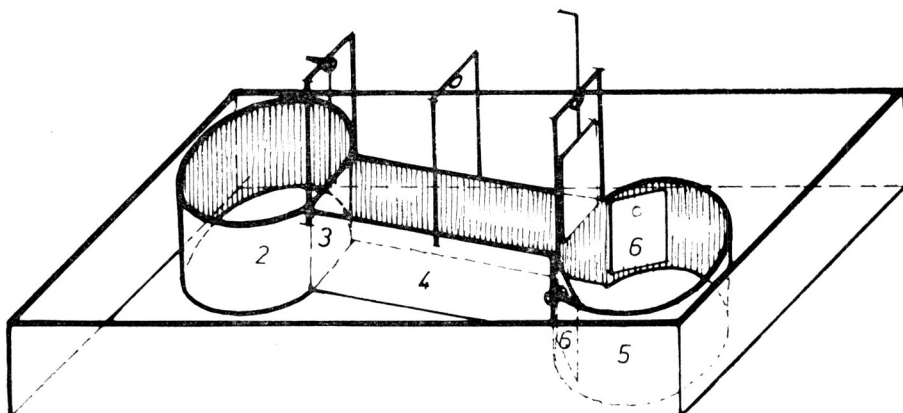
За изучавање особина условно-рефлексне дјелатности користили смо се сопствено конструисаном, адаптираном захтјевима постављених задатака, апаратуром настојећи да је прилагодимо што је могуће више етолошко-еколошким карактеристикама ове рибе, као и њеном визуелном систему.

Методе условљавања коришћене у нашим експериментима настојали смо да прилагодимо основним захтјевима психофизиолошких експеримената и створили услове за објективне оцјене функције анализаторних система и механизма примања и квалификације стимулуса из окружавајуће средине. Такође, изучавање особина процеса успостављања везе између дијелова анализатора и ефектора и увид у процесе гашења, настанка и прераде „привремене“ везе. Методе условних рефлексии представ-

*) circa — около
dial — 24 сата

Биолошки процеси пролазе кроз регуларне квалитативне и квантитативне промјене које се регуларно понављају у одређеном временском периоду. Те регуларне временске осцилације називамо биолошким ритмовима (артономски ритмови, сезонски, мјесечни и дневно-ноћни).

љају важан фактор при изучавању утицаја разних фактора средине на организам. Сходно овим захтјевима користили смо се процедурама сложених и алиментарних условних рефlekса за што смо употребљавали ситеме приказане на шеми 1 и 2.



Шема 1. Систем за извођење сложених условних рефlekса

1 — пластична када димензије 80x50x15 cm; 2 — стартни дио; 3 — врата; 4 — коридор; 5 — основни дио гдје рибе добијају храну (награда) или електрични шок (казна); 6 — металне електроде паралелно постављене на улазу у основни дио.

Fig. 1. System for complex conditioned reflexes

1 — the plastic tank with dimension 80x50x15 cm; 2 — the starting compartment; 3 — door; 4 — corridor; 5 — the basic compartment where the fishes obtain the food (reward) or electric shock (punishment); 6 — the metal electrodes which are paralel located on the entrance of the basic compartment.

Изучавање формирања алиментарних и сложених условних рефlekса омогућило нам је да употријебимо низ модификација методика примјењиваних код виших животиња (рептили, птице). С обзиром на тип реакције којима се рибе користе као условни показатељ, те еколошко-етолошке карактеристике ових експерименталних животиња описани типови експерименталних базе-на били су најпогоднији. У оба случаја ради се о системима гдје рибе одлазе из једног дијела у други по храну и поново се враћају на почетну позицију, што управо одговара неким етолошким карактеристикама ове рибе.

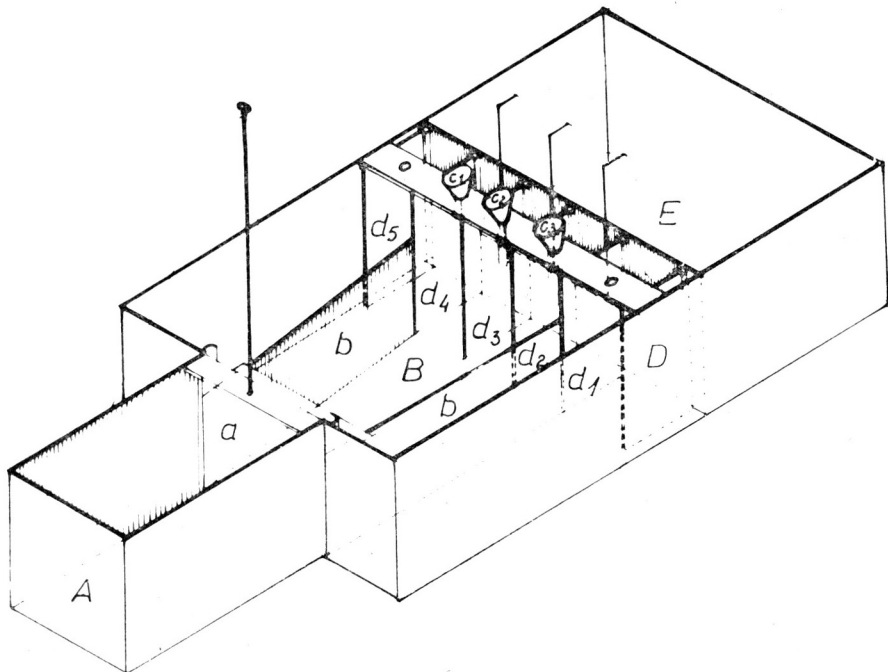
У првом систему приказаном на шеми 1 за условну драж смо се користили свјетлошћу сијалице од 120 лукса у трајању од 60". Тридесет секунди од почетка примјене условне дражи подизана су прва врата (3) и омогућаван слободан пролаз рибе из

стартног дијела (2) преко коридора (4) у основни дио (5). Безусловна драж (поткрепљење) била је храна коју је риба добијала при преласку у основни дио. Поткрепљење је примјенљиво само у случајевима када се у току апликације условне дражи на прегради стартног дијела базена налазе фигуре у облику троугла. Ако на вратима није било фигуре, требало је да риба остане у стартном дијелу, иначе би у основном дијелу добијала електрични шок (око 3 V), што је нотирано као негативан одговор. Ако се примијете неспецифичне појаве (конвулзија, ситост, замор и сл.), прављене су једнодневне паузе а у противном експерименту су вршени сваки дан. Рибе трениране по овој процедури дијељене су у групе и трениране ујутру, у подне и увече, а као контрола рађено је са подгрупама само ујутру, само у подне и само увече и то увијек по 10 покушаја у једном огледу — сеанси.

У другој серији експеримената у овом систему, поред хране као позитивног поткрепљења, није коришћено негативно поткрепљење (електрошок) тако да је риба имала слободан пролаз од стартног дијела кроз коридор у основни дио. Реакција повратка у стартни дио слиједила је одмах након узимања или неузимања хране, тако да је слиједећи покушај понављан након 30".

У другом систему алиментарних условних рефлекса користили смо се специјално конструисаним базеном приказаним на шеми 2. Рибе се постављају у стартни дио (А) и након адаптације од 1—2 минута отварају се враташца (а), и риби је омогућено да исплива у основни дио експерименталног базена (В). Пошто риба дође до преграде (D) гдје се налазе лијевци са проточном морском водом и кроз најближи лијевак даје се парче свјеже рибе или молуске, тежине до 1 g. Када се сасвим изградио овај прости алиментарни условни рефлекс (до критеријума од 90—100% позитивних одговора), пришли смо изградњи сложених условних рефлекса. Испод једног од лијевака, гдје смо давали храну (поткрепљење), на преграду смо постављали неку од фигура: црни квадрат, црни троугао, знак + или квадрат са црно-бијелим линијама усмјереним хоризонтално или вертикално. Храну је риба примала само ако је прилазила знаку који смо арбитрарно одредили за поткрепљење. Да бисмо избјегли да се рефлекс изгради на правац кретања, при сваком покушају мијењали смо мјесто знака (лијево, десно, средина). Критеријум за оцијену био је да риба доплива до одређеног знака и да јој се глава нађе у средини фигуре на удаљености од ње око 2 cm. Уколико је долазило до неспецифичних појава у риба, повремено смо експеримент прекидали по један дан. Огледа у једној експерименталној сеанси било је 15. Базен је освјетљен сијалицом јачине 120 лукса постављеном на средини

базена, тако да је отклоњена могућност појаве сјенке од бочних зидова и осталих дијелова базена.



Шема 2. Систем за сложене алиментарне условне рефлексе

A — стартни дио одвојен вратима (a) од основног дијела; B — основни дио са бочним странама b у којем се посматра понашање рибе; C — носач лијевака c_1 , c_2 , c_3 , кроз које протиче вода и служе за давање хране; D — преграда са фиксираним плочама d_1 , d_2 , d_3 , d_4 , d_5 која дијели основни дио од E-дијела. У d_1 , d_2 ... итд. налазе се жљебови у које се постављају цртежи жељених фигура; E — простор за смјештај риба после третмана.

Fig. 2. System for complex alimentary conditioned reflexes

A — the starting compartment divided by the door (a) from basic compartment; B — the basic compartment with lateral sides (b) for behavioral observation of the fishes; C — the carrier of the funnels C_1 , C_2 , C_3 , used for the food presentation; D — the carrier with fixed plates d_1 , d_2 , d_3 , d_4 , d_5 , which divides the basic compartment from „E“ part. The d_1 , d_2 ,... etc., are the place for position of the figures; E — the space for placing the fishes after treatment.

РЕЗУЛТАТИ

Опредјељујући се за тестирање могућности образовања финијих и сложенијих условних рефлекса и њиховог понашања у контексту циркадијалног ритма, сматрали смо да је најцелис-

ходније изучити дискриминационе условне рефлексе (диференцијација) с обзиром на то што њихово формирање укључује складно перманентно функционисање и процеса раздражења и инхибиције. У оквиру широке скале дискриминационих условно рефлексних процедура одређили смо се за сложенији облик дискриминације, односно диференцијације, која ће у себе, укључивати сложенију визуелну дискриминацију условних дражи поткрепљиваних различитим безусловним дражима. Већина простијих дискриминационих условно рефлексних процедура састоји се из диференцирања разних условно рефлексних дражи при употреби једне безусловно рефлексне дражи као поткрепљења (храна или шок). Наш поступак састоји се из двије условне дражи (двије различите фигуре) које су поткрепљиване са двије различите безусловне дражи — једна фигура са храном (алиментарни условни рефлекс) а друга са електричним шоком (одбрамбени условни рефлекс). У овом поступку експериментисања животиња је истовремено суочавана са двоструком мотивацијом („drive“) исхране и одбране. Експериментално извођење ове процедуре захтјевало је претходну критичну анализу параметара условне дражи, тј. способности *Serranus scriba* за визуелну дискриминацију фигура различитог облика, па смо експерименте подјелили у двије групе:

1. Тестирање општих способности *Serranus* за дискриминацију фигура различитог облика,
2. Формирање сложених условних рефлекса (диференцијалним поткрепљењем условне дражи) и циркадијалне варијације.

Опште способности *Serranus* за дискриминацију фигура различитог облика, тестирали смо у систему описаном на шеми 2. Послије привикавања риба на систем, оне су увјежбаване да при отварању вратаца (а) излазе из стартног дијела (А) у основни дио експерименталног базена (В) на чијем се крају налази преграда (D). На прегради се налазе лијевци кроз које протиче морска вода и кроз које се по жељи може давати храна (поткрепљење). Експерименти у овом систему имају 4 фазе:

Прво, у почетку се риби даје храна кроз један од лијевака чим исплива до средине основног дијела базена (В), *друго*, кад је риба научила да доплива до преграде (D) и приближи се једном од лијевака да би узела храну, у *трећој* фази пришло се изградњи сложене форме условног рефлекса — везаног за дискриминацију облика. Испод једног од лијевака гдје је давана храна постављена је на довољно видљивој удаљености од рибе одређена фигура. Риба је добијала храну само ако је прилазила лијевку испод кога се налазила ова арбитрарно постављена фигура. Да би смо избјегли да се риба оријентише да иде увијек у одређеном правцу, премјештали смо фигуру (у нашем

случају црни квадрат на бијелој подлози) постављену испод лијевка чим риба приђе томе лијевку да би добила храну (поткрепљење). У четвртој фази пришли смо увођењу нове фигуре (црни троугао на бијелој подлози), која није поткрепљивана. При отварању враташаца (а) риба из стартног дијела излази у основни дио базена и сада на прегради испод два лијевка има двије фигуре, испод једног црни квадрат, испод другог црни троугао, док испод трећег није било фигуре. Прилазећи фигури црни квадрат-добијала је поткрепљење, док је поткрепљење на остала два мјеста изостајало. У овом експерименталном поступку примјењивано је 15 огледа дневно. Резултати сумирани на табели 1 показују да су рибе у стању да послѣје 150—180 покушаја у четвртој фази овог експеримента потпуно разликују фигуру црног квадрата (који се поткрепљује) од фигуре црног троугла (који се не поткрепљује храном), што указује да *Serranus* посједује способност визуелне дискриминације облика.

Таб. 1. Динамика одговора у систему сложених алиментарних условних рефлекса (дискриминација фигура)

Tab. 1. Dynamics of the responses in the system of complex alimentary condition reflexes (shape discrimination)

Риба број Fish №	Д а н и — D a y s																					
	1		2		3		4		5		6		7		8		9		10		11	
	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-
1.	2	13	4	11	3	12	5	10	5	10	7	8	6	9	8	7	11	4	10	5	12	3
2.	1	14	4	11	3	12	2	13	6	9	6	9	7	8	9	6	12	3	10	5	11	4
3.	2	13	2	13	5	10	4	11	4	11	6	9	8	7	10	5	9	6	11	4	13	2
4.	0	15	3	12	3	12	2	13	4	11	5	10	3	12	6	9	4	11	5	9	5	10
5.	4	11	3	12	5	10	7	8	4	11	8	7	7	8	9	6	11	4	12	3	14	1
6.	1	14	4	11	4	11	3	12	5	10	6	9	8	7	7	8	9	6	10	5	11	4
7.	2	13	5	10	4	11	7	8	8	7	10	5	10	5	12	3	11	4	12	3	13	2
8.	2	13	3	12	3	12	8	7	7	8	9	6	9	6	12	3	10	5	11	5	13	2
9.	1	14	4	11	4	11	3	12	8	7	7	8	6	9	10	5	12	3	12	3	12	3
10.	0	15	2	13	3	12	2	13	6	9	3	12	5	10	7	8	7	8	8	7	6	9
11.	1	14	3	12	4	11	7	8	7	8	5	10	7	8	9	6	9	6	11	4	11	4
12.	3	12	3	12	5	10	7	8	8	7	8	7	7	8	9	6	12	3	12	3	13	2

+ = коректни одговори — correct responses

— = погрешни одговори — incorrect responses

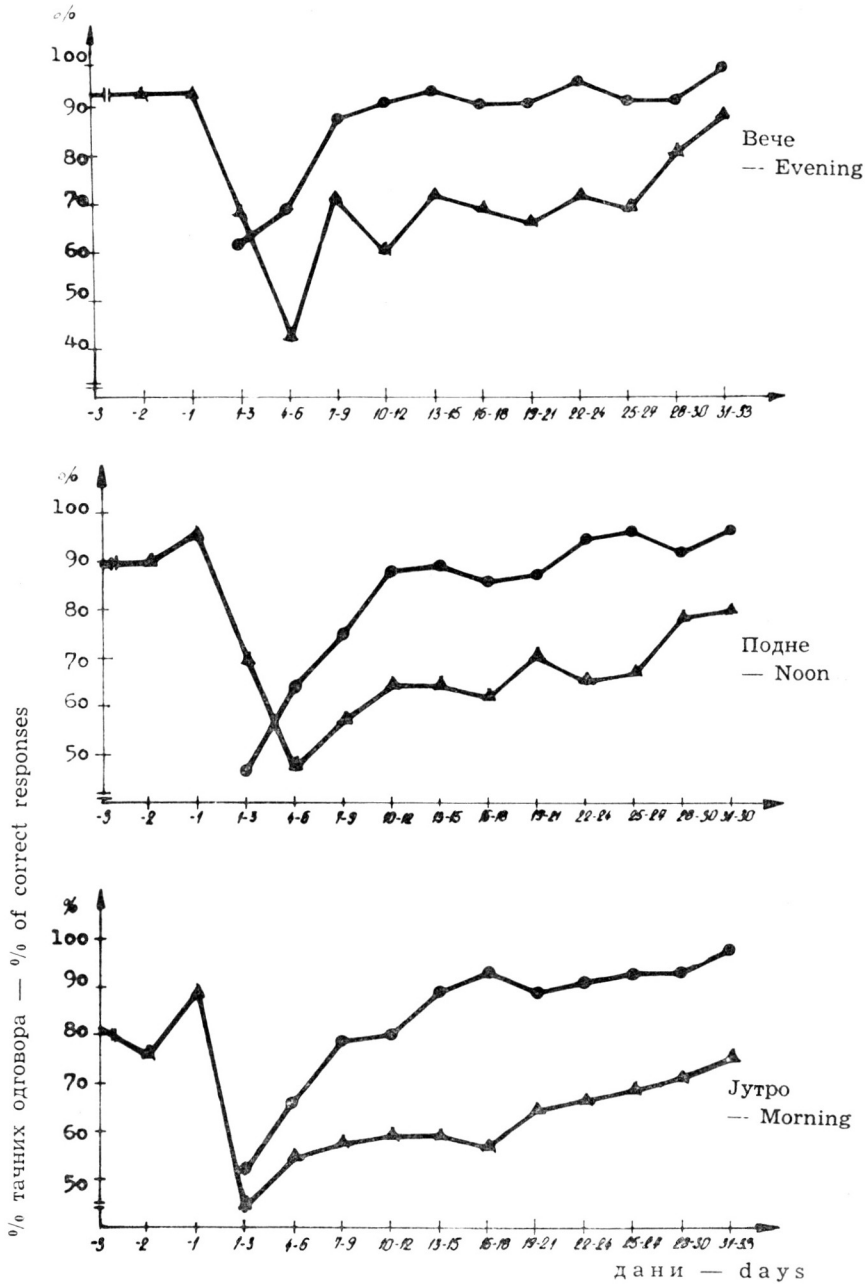
Друга серија експериментата у којој смо вршили условљавање и изградњу сложених условних рефлекса диференцијалним поткрепљењем условне дражи вршено је у двосмјерном систему описаном уз шему — 1.

Процедура условљавања обухватала је два дијела:

У првом дијелу рибе су условљаване ујутро, у подне и увече до постизања критеријума од преко 90% коректних одговора. Коректни, одговор, који је поткрепљиван (храном), сматран је пролаз риба из стартног дијела базена кроз коридор до основног дијела при истицању фигуре у облику црног троугла на прегради стартног дијела базена у току дјеловања условне дражи (свјетла). Апликација условне дражи без ове фигуре на прегради није поткрепљивана. По постизању критеријума од око 90% коректних одговора у току најмање три узастопна дана, приступили смо другом дијелу огледа, гдје је уз постојећу фигуру — троугла, који је поткрепљиван храном, уведена нова фигура — црни круг који је поткрепљиван електричним шоком. Овим је риба постављена у двоструко сложenu ситуацију — визуелне диференцијације форме уз два дијаметрално суштински различита рјешења — алиментарних и одбрамбених условних рефлекса од којих се један (алиментарни) суперпонира на природни нагон рибе за кретањем а други (одбрамбени) сузбија тај нагон („иди — не иди“ дискриминација*). Увођењем ове нове алтернативе — круга као сигнала одбрамбеног условног рефлекса доводи до битних промјена у одговорима претходно већ изграђеног алиментарног условног рефлекса.

На графикаону 1. види се да у току прва три дана долази до драстичне супресије формираног алиментарног условног рефлекса, нарочито у јутарњим часовима (реакција страха по *Vittemann* 1965). Улазна кривуља и брз пораст броја коректних одговора на нову фигуру круг (одбрамбени условни рефлекс) од 4—12 дана експеримента (за вечерњу и подневну групу риба), односно 18. дана за јутарњу групу риба, више је израз ове „реакције страха“ него учења нове информације и њене дискриминације од претходне. За ово нам говори низак број коректних одговора претходно формираног алиментарног условног рефлекса, што указује да је нова условно рефлексна ситуација услијед реакције страха довела до психофизиолошког феномена познатог као реакција заустављања — „arrest reaction“. После 12. дана (за вечерњу и подневну групу риба), односно 18. дана (за јутарњу групу постепено расте број коректних одговора на фигуру троугао (алиментарни услови рефлекси) и овај пораст је израз формирања праве дискриминације. После 30. дана постиже се критеријум у вечерњој групи риба за

* „go no go“ по англосаксонским ауторима.



Граф. 1. Стицање коректних одговора у систему сложених условних рефлекса (вече, подне, јутро)

Graph. 1. Acquisition of the correct responses in the system of complex conditioned reflexes (morning, noon, evening)

обје фигуре, и рибе у преко 90% случајева адекватно одговарају и на круг (изласком из стартног дијела базена, с циљем узимања хране) и на троугао (остајањем у стартном дијелу, да би избјегла електрични шок). У подневној и јутарњој групи у овом периоду не постиже се пуна дискриминација и одговарајући критеријум за обје фигуре.

Таб. 2. Лонгитудинално посматрање сукцесивних одговора

Tab. 2. The longitudinal observation of successive responses

Доба дана Period of day	Д а н и — D a y s										
	1-3	4-6	7-9	10-12	13-15	16-18	19-21	22-24	25-27	28-30	31-33
Јутро Morning	0	+	+	—	—	+	—	—	—	—	—
Подне Noon	+	—	—	+	+	—	+	+	+	+	+
Вече Evening	+	+	+	—	+	+	—	+	+	+	+
Јутро Morning	0	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Вече Evening	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+

0 једнаки одговори — equal responses

+ већи одговори — greater responses

— мањи одговори — lesser responses

Анализа варијансе у оба правца показује статистички значајне разлике између резултата у вечерњој у поређењу са јутарњом и подневном групом ($p < 0,01$), што истиче да и у случају ових сложених условно рефлексних операција циркадијални ритам испољава значајан ефекат на формирање ових условних рефлекса.

Лонгитудинално посматрање сукцесивних условно рефлексних одговора (заједно за оба условна рефлекса) од почетних експерименталних сеанси до краја експеримента и стављање лонгитудиналног низа у поредак доба дана потврђују напријед константоване статистички значајне разлике (табела — 2).

ДИСКУСИЈА

Наши резултати сагласни су са налазима већег броја експериментатора који су изучавали образовање условних рефлекса у риба (Праздникова 1955, 1959, 1962, Воронин

1957, Сергејев 1967, Bitterman 1965, 1966, 1975 и др.) који су утврдили да се изградња и утврђивање условних рефлекса остварује релативно брзо. Већина аутора (Воронин 1962, и др.) закључују да нема битних разлика у брзини образовања условних рефлекса између разних врста риба, и да се у ових животиња изграђују стабилни условни рефлекси који перзистирају у току више недјеља и мјесеци. При томе, важан елемент у изградњи условних рефлекса има биолошка природа условне дражи. Касимов (1961) упоређивао је брзину образовања условних рефлекса на храну у јесетре и кечиге, гдје је као условна драж употребљавана зелена свјетлост од 40 лукса. При овој процедури у јесетре се образује врло брзо стабилан условни рефлекс (послије неколико повезивања свјетла и храњења) а у кечиге рефлекс се није образовао ни послје 230 покушаја. Узрок је сувише велики интензитет условне (свјетлосне) дражи који је у кечиге изазвао безусловну одбрамбену реакцију. Смањење интензитета условне дражи (свјетлости) до 20 лукса довело је до брзог образовања условног рефлекса. Узрок је селективног реаговања по Касимову у различитим еколошким условима живота јесетре и кечиге. Имајући ово у виду ми смо у овом раду, осим еколошким чињеницама, посебну пажњу посветили тестирању „сигналних“ својстава условне дражи која треба да обезбједе изградњу разних врста условних рефлекса (одбрамбених и алиментарних) и гдје ће безусловна реакција на апликацију условне дражи бити практично занемарена. Зато смо у нашим огледима били у могућности да истим карактеристикама условне дражи (јачина, трајање) изградимо и одбрамбене и алиментарне условне рефлексе чиме се доказује да и у риба доминантну улогу у условном понашању има формирање привремене везе а не безусловна реакција типа пријентационе реакције или реакције страха.

У контексту евалуирања и анализирања деликатнијих својстава више нервне дјелатности у риба, од посебног је значаја питање сложенијих форми понашања, као што су диференцирање фигура различитог облика, диференцирање условно рефлексних дражи при поткрепљењу једним или са два различита безусловна рефлекса. Досадашња истраживања према подацима из литературе дају доста опречних података. По извјесним резултатима дискриминација форме у риба није потпуна и промјена оријентације слике у простору нарушава њено егзактно диференцирање од друге слике. Наши резултати показују да су рибе послје одређеног броја покушаја у стању да потпуно разликују фигуру црног квадрата од фигуре црног троугла у склопу одређене сигнализације. По брзини формирања ових диференцирања облика и степену прецизности рибе се, како истиче Праздников (1968, 1970) не разликују од

паса и мајмуна. Експерименти диференцирања облика, при чему се један облик поткрепљује једним безусловним рефлексом (алиментарним) а други дијаметрално супротним (одбрамбеним), у нашим резултатима потврђује налазе других аутора (Tennant i Bitterman 1973) да се рибе при рјешавању новог задатка не користе искуством из претходног. Рибе које су имале потпуно изграђен алиментарни условни рефлекс на одређену фигуру, при увођењу нове условне (диференцијалне) дражи, гдје се нова фигура поткрепљује електричним шоком, уче нову операцију постепено и за исти број експерименталних сеанси као „de novo“ операцију. То иде у прилог концепцији о мањој лабилности нервних процеса у риба. Међутим, супресија већ образованог алиментарног условног рефлекса у истих риба у нашим експериментима при увођењу нове операције условљавања истиче извјесне квалитете централног нервног система риба, којим се оне разликују од нижих кичмењака који имају дифузни нервни систем по грађи и функцији и у којих се привремене везе образују једино путем веће осјетљивости ка условној дражи („сензитација“). Успостављање диференцирања после одређеног броја експерименталних сеанси знак је пуног диференцирања које се по модалитету и изразу не разликује од диференцирања виших кичмењака (пси, мачке, нижи мајмуни). Нижи кичмењаци нијесу у стању да истовремено успоставе алиментарни и одбрамбени условни рефлекс, већ показују сличност при образовању углавном одбрамбених условних рефлекса. Рибе у том смислу имају значај за изучавање еволуције више нервне дјелатности као животиње у којих се анализаторни системи у мозгу налазе у различитим дијеловима мозга. Мирисни центар у предњем мозгу, визуелни у средњем, центар анализе звука и вибрационих надражаја који долазе до рецептора бочне линије — у малом мозгу. Везе између ових анализатора, по неким ауторима, не постоје. О постојању интегративног система у риба (који би ујединио ове анализаторе) имамо различита мишљења. Гусељников (1965) сматра да овај систем има везе са ретикуларном формацијом мозданог стабла, Карамјан (1958) функцију интеграције приписује малом мозгу и у вези са њим мезенцефало-церебралном систему, Бјанки (1961) сматра да ову улогу има средњи мозак. Постојање интегритета анализаторских система управо истичу и наши резултати о потпуно изграђеном диференцирању облика при промјени два дијаметрално супротна безусловна рефлекса, од којих центар једног лежи у малом мозгу (одбрамбени — вибрација) а други у предњем мозгу (алиментарни). Паралелно са овим закључком исти резултати истичу високу специјализованост у изградњи врло сложених условних рефлекса у риба.

Досадашња изучавања односа циркадијалног ритма учења и памћења био је предмет искључиво дедуктивних експеримената,

гдје су тестирани и показани амнестички ефекти електроконвулзивног шока (Stephens et al. 1967, McGaugh и Herz 1972) или развијање и усађивање страха при дјејству ноцицептивних дражи (Stroebebel 1969). Наши резултати у широкој скали експеримената неоспорно показују да у границама основних биолошких својстава централног нервног система риба, циркадијални ритам има значајну улогу у стицању знања (учењу) тестираног — како преко простијих (Ковачевић 1975), тако и сложених форми условно рефлексне дјелатности.

Познато је да већина животиња, укључујући и рибе, испољава циркадијалност у својим дневним активностима. Већина од њих је активна у одређеним периодима дана. Дневно-ноћну активност испољавају претежно животињске врсте које се ослањају на дневно виђење (чепићи) док ноктуралну активност испољавају врсте које се ослањају на тактилне, хемијске и електричне сензорне модалитете, укључујући и ноћно виђење (штапићи). Сходно овоме, периодична активност ових организама зависи од промјене физичких карактеристика средине, прије свега освијетљености а затим и температуре (Hassler и Villemonte 1953, Barlow 1958).

Функционални значај циркадијалног ритма код морских животиња у контексту резултата наших експеримената потребно је посматрати и у склопу познавања чињеница везаних за историју природе и понашања ових организама — познато је да постоји корелација између главног периода храњења многих риба и квалитета планктона у близини водене површине или инсеката који лете близу површине воде. Наш објекат испитивања *Serranus scriba* такође испољава ноктуралну активност у еколошком медијуму, што је највјероватније доминантан фактор у анализираним појавама условног понашања у нашим експериментима.

Анализа наших резултата показује да је циркадијални ритам не само биолошки „*sine qua non*“ бројних виталних функција (исхрана, ендокрине жљијезде, хуморална регулација, терморегулација, метаболитички процеси (Halberg et al. 1951, Halberg 1954, 1966; Krieger et al. 1966, 1969; Reiss et al. 1969) већ услов за регуларно и цјелисходно одвијање деликатнијих функција које омогућују однос организма и средине, тзв. процесе више нервне дјелатности.

ЛИТЕРАТУРА

- Barlow G. W. (1958): Daily movements of the desert pupfish *Cyprindon macularis*, in shore pools of the Salton See, Calif. Ecology 39, 580—587.
- Бианки В. Л. (1964): Факторы возникновения в эволюции парности переднего мозга. Вестник ЛГУ, Но. 15, сер. биол. наук, вып. 3.

- Bitterman M. E. (1965): Phyletic differences in learning. *Amer. Psychologist* 20, 396—410.
- Bitterman M. E. (1966): *Animal Learning — у књижи: Experimental methods and instrumentation in Psychology*, Ed. by J. Sidowski-Mc Graw-Hill, New York.
- Bitterman M. E. (1975): *The Comparative Analysis of Learning*. Science 188, 699—709.
- Гусельников В. И. (1965): Электрофизиологические исследование анализаторных систем в филогенезе позвоночных. Издател. Московского Госуд. Универ.
- Halberg F., Cohen S. L. and Fink E. B. (1951): The new topic for diagnosis of adrenal disfunction. *J. of Labor. and Clin. Med.*, 38, 817.
- Halberg F. and Vischer M. B. (1954): Temperature rhythms in blind mice. *Feder. Proc.*, 13:65.
- Halberg F., Nelson W. (1966): Reproducibility of Circadian temperature rhythm in rat kept in continuous light of 30 lux intensity. *Physiologist*, 9, 3:196.
- Hasler A. D. and Villemonte H. R. (1953): Observation on the daily movements of fishes. *Sciences* 118, 321—322.
- Карамян А. И. (1958): О физиологии и патологии высших отделов центральной нервной системы рыб. В Збор. Труды совещания по физиологии рыб, Москва.
- Касимов Р. Ю. (1961): Условные рефлексии у осетровых рыб. Автореферат кандидат. дисертации.
- Ковачевић Н. С. (1975): Циркадијални ритам и условљено понашање у *Serranus scriba* Cuv. Докторска дисертација, Београд.
- Ковачевић Н. и Ракић Љ. (1971): Циркадијални ритам и визуелна дискриминација код *Octopus vulgaris* Lamark. *Арх. биол. наука*. Vol. 23, No 1—2, 3Р-4Р.
- Ковачевић Н. и Ракић Љ. (1971): Циркадијалне карактеристике учења код *Serranus scriba*. *Abstrakt — VII конгрес ЈФД*, Београд.
- Ковачевић Н. (1974): Спонтано и условљено понашање *Aplizie depilans* у функцији циркадијалног ритма. *Abstrakt—IV конгрес биолога Ју-слав.*, Сарајево.
- Krieger D. T. and Krieger H. P. (1966): The circadian variation of the plasma 17-OHCS in Central Nervous System disease. *J. Clin. Endocrinology and Metabol.* 26:939.
- Krieger D. T. and Rizzo F. (1969): Circadian periodicity of plasma 17-OHCS Mediation by serotonin dependent pathways. *Amer. J. of Physiol.*, 217:1703.
- Mc Gaugh J. L. and Henz M. J. (1972): *Memory consolidaton*. Albion public. Co. — San Francisko.
- Павлов И. П. (1949): Полные собрание трудов. Том 3, 288.
- Праздникова Н. В. (1962): Методики изучения условных рефлексов у рыб. *Руковод. по методике исследований физиологии рыб*, Издател. АН, Москва, 242—261.
- Праздникова Н. В. (1955): Пищевые двигательные условные рефлексы на цепи раздражителей у рыб. *Ж. высшей нервной деятел. им. И. П. Павлова*, Том 5, вып. 6.

- Праздникова Н. В. (1959): Условнорефлекторная деятельность рыб при многократном применении в опыте одного и того же раздражителя. Изд. АН СССР, Москва 186—193, Труды Инст. физиол. им. И. П. Павлова, Том 8.
- Праздникова Н. В. (1962): Запаздывающие условные рефлексы у рыб. Изд. АН СССР Москва, Труды Инст. физиологии им. И. П. Павлова, Том 10, 273—283.
- Праздникова Н. В. (1968): К характеристике следовых условных рефлексов у рыб. Труды, Том 12, Изд. „Наука“ АН СССР, Ленинград.
- Праздникова Н. В. (1970): Биологические основы управления поведением рыб. „Наука“, Москва.
- Reiss D. J., Corvelli A. and Connors J. (1969): Circadian and ultradian rhythms of serotonin regionally in the brain. *J. Pharmac. and Exp. Therapeutics*, 167, 2:328—333.
- Сергеев Б. Ф. (1967): Эволюция ассоциативных временных связей. „Наука“, Москва.
- Stephens G., Mc Gaugh J. L. and Alpern H. (1967): Periodicity and memory in mice. *Psychonom. Sc.* 8; 201—202.
- Stroebel C. F. (1969): Biologic rhythm correlates of disturbed behavior in the Rhesus monkey — у кнџизи: Circadian Rhythms in Nonhuman Primates. Ed. Rohles F. H., New York, 91—105.
- Tennant W. A. and Bitterman M. E. (1973): Asymptotic free-operant discrimination reversal in the goldfish. *J. of Comp. and Physiol. Psychol.* Vol. 82, No 1, 134—139.
- Tennant W. A. and Bitterman M. E. (1973): Some comparisons of infra and extradimensional transfer in discriminative learning of goldfish. *J. of Comp. and Physiol. Psychol.* Vol. 83, No 1, 134—139.
- Thorndike E. L. (1911): *Animal Intelligence*. Mecomillan Co. New York. Цитат по Bittermanu (1968).
- Воронин Л. Г. (1957): Сравнительная физиология высшей нервной деятельности. Изд. Москов. Универ.
- Воронин Л. Г. (1962): О механизмах цепных временных связей. *Ж. высшей нервной деятел.*, Т. 2., вып. 4.

COMPLEX CONDITIONED REFLEXES IN FISH IN VIEW OF THE
CIRCADIAN RHYTHM AND EVOLUTIONAL DEVELOPMENT OF THE
CONDITIONED-REFLEX ACTIVITIES

by

Nikola KOVAČEVIĆ and Ljubiša RAKIĆ**

Summary

Comparative studies in research of the CNS function, especially the higher nervous activity processes, have shown that the most simple learning process may be the same in animals at different stage of the phylogenetical development. Our former results have indicated the universal model of living

* Adress: Zavod za eksperimentalnu biologiju i medicinu, P. O. Box 80, 81330, Kotor, YU.

organisms' adjustment to the environmental conditions — the relationship of the circadian rhythm and conditioned — reflex activities. The results of this study emphasize that the conditioned reflexes form relatively quickly in fish and that they are able to form not only the simple but also the complex conditioned reflexes. Circadian rhythm plays a significant role in learning processes in simple as well as complex conditioning forms being a biological „sine qua non“ not only of the numerous vital functions (feeding, endocrinal glands, humoural regulation, thermoregulation, metabolic processes) but also the condition for the regular and correct performance of delicate functions which enable the relationship between the organism and its environment or, in other words, the processes of the higher nervous activity.

